寄主抗药性对菜蛾绒茧蜂抗药性发展的影响

李元喜[1]，刘树生[1*]，唐振华[2]
（1. 浙江大学应用昆虫学研究所，杭州　310029；2. 中国科学院上海昆虫研究所，上海　200025）

摘要：室内筛选小菜蛾中抗品系（SRP）、高抗品系（RP）、以敏感小菜蛾幼虫（SP）为寄主的菜蛾绒茧蜂 SRC 品系和以 SRP 幼虫为寄主的菜蛾绒茧蜂 RSC 品系对氰戊菊酯的抗性。分别筛选了 13、14、14 和 13 代。小菜蛾 SRP 和 RP 品系分别获得了 68.9 和 605.8 倍的抗性，菜蛾绒茧蜂 SRC 和 RSC 品系分别获得了 4.3 和 11.0 倍的抗性。上述结果表明通过施药于体内有寄生蜂的小菜蛾幼虫筛选寄生蜂抗性，可以获得具有抗性的寄生蜂。以 SRP 为寄主的 RSC 品系的抗性水平高于以 SP 为寄主的 SRC 品系的抗性水平，表明和抗性较高的寄主同步筛选，寄生蜂的抗性发展更快。小菜蛾 SP、SRP 和 RP 三个品系幼虫的多功能氧化酶（MFO）活性比为 1∶1.15∶1.50；菜蛾绒茧蜂 SC、SRC 和 RSC 三个品系幼虫的 MFO 活性比为 1∶1.10∶1.49，成蜂的 MFO 活性比为 1∶1.18∶1.54；而每种昆虫不同品系的羧酸酯酶（CarE）、总酯酶（Es）活性水平与其抗性水平变化不一致，表明抗性与 MFO 活性升高有关，而与 CarE 和 Es 的活性无关。

关键词：小菜蛾；菜蛾绒茧蜂；氰戊菊酯；抗药性选育；酶活性
中图分类号：Q965.9　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296（2002）05-0597-06

The effect of host insecticide resistance on the development of resistance to fenvalerate in *Cotesia plutellae*（Hymenoptera：Braconidae）

LI Yuan-Xi[1]，LIU Shu-Sheng[1*]，TANG Zhen-Hua[2]（1. Institute of Applied Entomology，Zhejiang University，Hangzhou　310029，China；2. Shanghai Institute of Entomology，Academia Sinica，Shanghai　200025，China）

Abstract：Individuals were selected for increased resistance to fenvalerate in the SRP（moderate resistance）strain and RP（high resistance）strain of *Plutella xylostella*，and in SRC and RSC strains of the parasitoid *Cotesia plutellae*. The SRC strain of *C. plutellae* was reared on a susceptible strain of *P. xylostella* larvae（SP），and the RSC strain was reared on SRP larvae. Selection for SRP，RP，SRC and RSC was carried out for 13，14，14 and 13 generations respectively. The SRP and RP strains of *P. xylostella* acquired 68.9 and 605.8 fold resistance，while the SRC and RSC strains of *C. plutellae* acquired 4.3 and 11.0 fold resistance，respectively. These results show that fenvalerate resistance by *C. plutellae* can be selected by applying the insecticide to host larvae harbouring the immature parasitoids. Moreover，the resistance level of the RSC strain was higher than that of the SRC strain，demonstrating that selection with more resistant hosts can accelerate the development of resistance in the parasitoid. Ratios of MFO activity in the SP，SRP and RP strains of *P. xylostella* were 1∶1.15∶1.50；ratios of MFO activity in larvae of the SC，SRC and RSC strains of *C. plutellae* were 1∶1.10∶1.49，and in the adults of the three strains of the parasitoid were 1∶1.18∶1.54，respectively. However，changes in the specific activities of CarE and Es in the different strains of each insect species did not show a similar trend to the resistance levels. These results indicate that fenvalerate resistance in *C. plutellae* is positively related to MFO activity，but unrelated to CarE and Es activity.

Key words：*Plutella xylostella*；*Cotesia plutellae*；fenvalerate；resistance selection；enzyme activity

从进化的角度讲，寄主和寄生昆虫是一对统一体，当寄主昆虫受杀虫剂作用而产生抗性时，寄生昆虫也会对杀虫剂产生抗性。文献资料显示，至少已有 18 种寄生性天敌被证明在室内或大田能对杀虫剂产生抗性（李元喜和刘树生，2001）。然而对于寄生性天敌抗药性产生和寄主抗药性之间的关系

基金项目：国家自然科学基金资助项目（30070111）
第一作者简介：李元喜，男，1972 年生，博士，讲师，研究方向为害虫综合治理，E-mail: yxli@njau.edu.cn
* 通讯联系人 Author for correspondence，E-mail: shshliu@zju.edu.cn
收稿日期 Received：2000-07-06；接受日期 Accepted：2002-01-21

尚未见报道。对于害虫抗药性的生理生化机理已有较多研究（唐振华，1993），而对于寄生昆虫的研究较少（Chiang and Sun，1991；Baker *et al*.，1998）。内寄生昆虫幼虫期生活在寄主体内，依靠取食寄主的体液和组织完成自身的生长发育，当寄主产生抗药性后，其体内的代谢酶系会发生变化，这种变化是否会影响到其体内寄生昆虫的生理变化，进而使寄生昆虫也表现出对杀虫剂的抗性或耐性，值得探讨。

小菜蛾 *Plutella xylostella* 是十字花科蔬菜上的重要害虫，能对所有用于防治其为害的杀虫剂产生抗性（Talekar and Shelton，1993；陈之浩和程罗根，2000）。与寄主具有相同生活环境的菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae* 是否也能对杀虫剂产生抗性呢？调查表明，在使用过杀虫剂的菜地仍然有大量菜蛾绒茧蜂存在（汪信庚等，1998）。因此，我们以小菜蛾和菜蛾绒茧蜂作为试验材料，用不同抗性水平的小菜蛾作寄主，筛选和培育菜蛾绒茧蜂对氰戊菊酯的抗性，旨在揭示寄生蜂抗药性产生的途径和机理。

1 材料和方法

小菜蛾的寄主植物为京丰一号甘蓝。小菜蛾供试品系为（1）SP 品系，取自上海昆虫所，对氰戊菊酯敏感，室内饲养不接触任何杀虫剂；（2）SRP 品系，由 SP 分离并用氰戊菊酯逐代筛选（与 RSC 一起筛选），中抗品系；（3）RP 品系，采自杭州郊区，在室内用氰戊菊酯逐代进行抗性筛选，高抗品系。

菜蛾绒茧蜂品系为（1）SC 品系，采自杭州郊区，已在室内用同期采自杭州郊区的小菜蛾作为寄主繁育 5 年，然后用取自上海、对氰戊菊酯敏感的小菜蛾 SP 品系作寄主进行繁育，不接触任何杀虫剂；（2）RC 品系，自 SC 分离，用小菜蛾 RP 品系作寄主进行繁育，但不接触任何杀虫剂；（3）SRC 品系，自 SC 分离，用小菜蛾 SP 品系作寄主进行繁育，并逐代参照对 SP 品系 LC_{50} 的剂量，于幼虫期用氰戊菊酯进行筛选；（4）RSC 品系，自 SC 分离，用小菜蛾 SRP 品系作寄主进行繁育，并逐代和 SRP 品系一起于幼虫期用氰戊菊酯进行抗性筛选。

供试药剂为 85%氰戊菊酯原油（杭州农药厂生产）、20%氰戊菊酯乳油（南京红太阳集团生产）。微量点滴仪由中国科学院上海昆虫研究所生产。比色用 751 分光光度计。

1.1 抗性的筛选

对小菜蛾的筛选施药时间在 3 龄幼虫期，将一定浓度的氰戊菊酯水溶液均匀喷施到有小菜蛾幼虫的甘蓝植株上，施药量以有药液流下为止。对菜蛾绒茧蜂的筛选于茧蜂处于幼虫中期进行，方法如下：首先用甘蓝叶饲养一定数量的小菜蛾幼虫到 2 ~ 3 龄，然后转移到整株甘蓝上，在 45 cm × 45 cm × 45 cm 的养虫笼内，按雌蜂与小菜蛾幼虫 1∶30 ~ 50 的比例接入菜蛾绒茧蜂雌雄蜂混合群体，于 25 ± 1℃、RH 50% ~ 80%、每天 14 h 光照条件下饲养，接蜂后第 5 ~ 7 天喷施杀虫剂，方法同小菜蛾。

各种群每代筛选根据上一代筛选的存活率确定施药浓度。小菜蛾种群初始筛选数量约为 3 000 头，筛选浓度为 LC_{50}。如果存活后代在 200 头以上，则提高筛选浓度；如果在 100 ~ 200 头之间，则保持原来的筛选浓度；低于 100 头，则降低浓度。菜蛾绒茧蜂初始种群约为 1 000 头，首次筛选提供 8 000 ~ 10 000 头小菜蛾为寄主，用药浓度为敏感小菜蛾的 LC_{50}。当筛选后结茧羽化雌蜂达 60 头，下一代则提高筛选浓度；若在 30 ~ 60 头之间，则保持原来的筛选浓度；低于 30 头，则降低浓度。以上每次提高或降低浓度在 1 倍左右。

1.2 生物测定

1.2.1 小菜蛾的生物测定：采用联合国粮农组织（FAO）推荐的点滴法（SRP 为筛选 13 代，取第 14 代幼虫，RP 为筛选 14 代，取第 15 代幼虫进行测定），所用药剂为 85%氰戊菊酯原油，丙酮稀释。每组处理重复 3 次，每重复点滴 10 头，点滴前置小菜蛾于 0℃条件下 20 min，处理后幼虫置于 25 ± 1℃、RH 50% ~ 80%，每天 14 h 光照条件，每 24 h 检查一次，记录并清除死亡小菜蛾幼虫，及时更换新鲜叶片。计算 48 h 死亡率。

1.2.2 菜蛾绒茧蜂的生物测定：应用药膜法。具体操作如下：取羽化 24 h 以内、并饲喂过 10%蜂蜜水的蜂供试（SRC 为筛选 14 代，取第 14 代成蜂，RSC 为筛选 13 代，取第 13 代成蜂进行测定）。用蒸馏水将 20%氰戊菊酯乳油稀释至所需浓度，取直径 2.5 cm、长 30 cm 的玻璃试管，将所需浓度的药液快速注满试管，静置 10 s 后，将试管倒置，使药液流出，以管壁上无药液流动为准。20℃晾干，然后每管引入雌雄蜂各 10 头，用纱布封口，不供应食物，置于 25 ± 1℃、RH 50% ~ 80%，每

天 24 h 光照条件。接蜂后 2 h 和 12 h 各观察一次，以后每 12 h 观察一次，记录并去除死亡蜂个数。以蒸馏水为对照，每处理组重复 3 次。

1.3 酶活性测定

1.3.1 未被寄生小菜蛾幼虫羧酸酯酶（CarE）、总酯酶（Es）和多功能氧化酶（MFO）活性的测定：参照 van Asperen（1962）方法测定 CarE 的活性。取 4 龄初期、体重 2.0～3.0 mg 小菜蛾幼虫 5 头，加 0.5 mL 的磷酸钠盐缓冲液（1/15 mol/L，pH 7.7），冰水浴中匀浆。10 000 × g、4℃离心 10 min，取上清液稀释 20 倍，加 10^{-4} mol/L 毒扁豆碱 0.1 mL，37℃反应 10 min，加 α-萘酚后再在 37℃条件下反应 15 min，加入显色剂，600 nm 处比色。以不加毒扁豆碱测定总酯酶的活性。参照 Shang 和 Soderlund（1984）方法测定 MFO 活性，取 5 头 4 龄初期小菜蛾幼虫中肠，用 1.15% KCl 溶液漂洗，加 0.5 mL 的磷酸钠盐缓冲液匀浆，10 000 × g、4℃离心 10 min，取上清液 0.4 mL，加 0.2% NADPH 0.4 mL，0.1 mol/L 甲基茴香醚 0.04 mL，总反应体积为 3 mL。37℃反应 30 min 后加 1 mol/L 的 HCl 1 mL，再加 4 mL $CHCl_3$，取 3 mL 的 $CHCl_3$ 层，加 0.5 mol/L 的 NaOH 3 mL，400 nm 处比色。

1.3.2 被寄生小菜蛾幼虫酶活性的测定：用单头寄生法（李元喜等，2001）获得被寄生小菜蛾幼虫，饲养到第 5 天时去除其体内的菜蛾绒茧蜂幼虫后按 1.3.1 方法测定酶的活性。

1.3.3 菜蛾绒茧蜂幼虫酶活性的测定：按 1.3.2 方法，饲养到第 5 天时解剖被寄生小菜蛾，取其体内的茧蜂幼虫，按 1.3.1 方法测定酶的活性。

1.3.4 菜蛾绒茧蜂成虫酶活性的测定：取羽化 24 h 内的雌蜂 3 头，雄蜂 2 头，去除双翅和头部。其余操作同 1.3.1。

参照张龙翔等（1997）方法，利用考马斯亮蓝法测定蛋白质含量。

1.4 数据处理

生物测定结果用 DPS 软件进行分析（唐启义和冯明光，1997），其余数据用 EXCEL 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 抗性筛选

各供试昆虫品系的筛选代别和所用浓度见图 1 和图 2。对小菜蛾 RP 品系的筛选从 1998 年 9 月至 1999 年 8 月，每 20～25 天进行一个代次的筛选，共筛选 13 代。对小菜蛾 SRP 品系和绒茧蜂 RSC 及绒茧蜂 SRC 品系的筛选从 1999 年 3 月至 2000 年 3 月，每 20～30 天进行一个代次的筛选，分别筛选了 13 代和 14 代。由于上一代筛选死亡率过高，RP 品系在筛选进行到第 8 代（图 1）及 SRP & RSC 品系筛选进行到第 7 代时（图 2），浓度下调幅度较大。

对 SRC 品系的筛选在第 2 代到第 5 代的使用剂量为敏感小菜蛾 LC_{50} 的 2 倍，但种群数量一直难以扩大，经过第 6、7 代低浓度筛选后，第 8、9 代又增加了选择压力，但存活率低于 5%，因此，后期的 3 次筛选均用 200 mg/L 的剂量（图 2）。

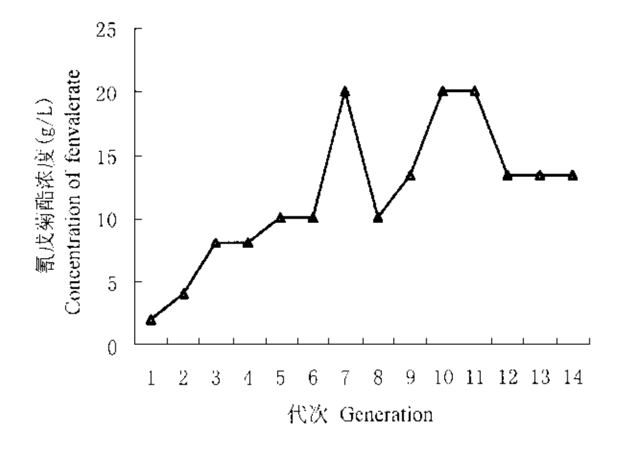


图 1 对小菜蛾 RP 品系进行抗氰戊菊酯筛选的代次及所用药浓度

Fig. 1 Concentrations of fenvalerate used in resistance selection for sequential generations of *P. xylostella* RP strain

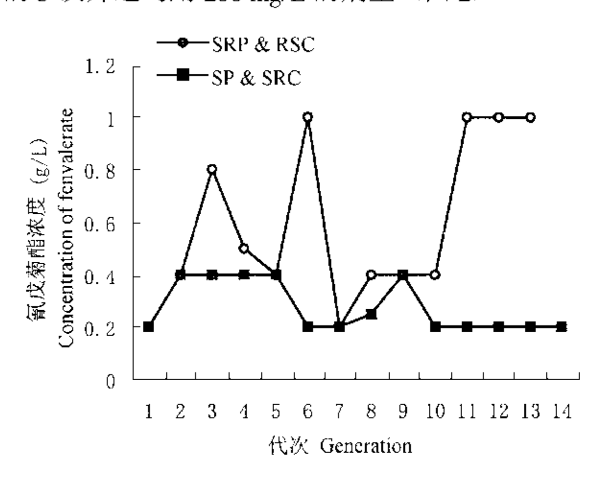


图 2 对小菜蛾-菜蛾绒茧蜂组合进行抗氰戊菊酯筛选的代次及所用药浓度

Fig. 2 Concentrations of fenvalerate used in resistance selection for sequential generations of *P. xylostella*-*C. plutellae* combinations

2.2 生物测定

生物测定结果分别见表1和表2。结果表明，通过室内逐代连续筛选，小菜蛾抗性发展很快。室内13代的筛选使小菜蛾抗性增加到68.9倍。对菜蛾绒茧蜂的筛选也获得了抗性品系，和寄主一起进行抗性筛选的RSC品系经13代的筛选获得了11.0倍的抗性（表2）。

表1 氰戊菊酯对不同品系小菜蛾幼虫的毒力（48 h）

Table 1 Toxicity of fenvalerate to larvae of different strains of *P. xylostella* (48 h)

品系 Strain	毒力回归方程 LD-P line	LD_{50} (μg/mg)(M ± *SE*)（95%置信限 95% CL）	抗性倍数 Resistance ratio
SP	$y = 0.7892x + 8.1457$	0.103 ± 0.00048	1
SRP	$y = 0.9567x + 7.0530$	7.1 ± 2.0 (4.1 ~ 12.3)	68.9
RP	$y = 0.9988x + 6.2035$	62.4 ± 19.7 (33.6 ~ 116.0)	605.8

表2 氰戊菊酯对不同品系菜蛾绒茧蜂成虫的毒力（24 h）

Table 2 Toxicity of fenvalerate to adults of different strains of *C. plutellae* (24 h)

品系 Strain	毒力回归曲线 LC-P line	LC_{50} (mg/L)(M ± *SE*)（95%置信限 95% CL）	抗性倍数 Resistance ratio
SC	$y = 0.9773x + 4.2925$	4.0 ± 1.0 (2.4 ~ 6.6)	1
RC	$y = 0.7616x + 4.3676$	4.3 ± 1.2 (2.4 ~ 7.4)	1.1
SRC	$y = 0.8198x + 3.9871$	17.2 ± 3.9 (11.1 ~ 26.7)	4.3
RSC	$y = 0.7045x + 3.8417$	44.1 ± 11.4 (26.5 ~ 73.3)	11.0

2.3 CarE 及 Es 活性

CarE的活性在两种昆虫各品系及其虫态之间未呈现有规律的变化。在未被寄生的小菜蛾各品系中，SP、SRP和RP的酶活性比为1:0.94:1.4（图3）。菜蛾绒茧蜂RC、SRC和RSC三个品系的幼虫和成蜂的CarE活性均较SC相应虫态的要低（图4）。在被寄生的小菜蛾各品系幼虫之间，与SP（SC）的CarE活性相比，SP（SRC）和SRP（RSC）的CarE活性较低，而RP（RC）的CarE活性则明显要高。Es活性的变化和CarE活性的变化基本一致。

2.4 MFO 活性

MFO活性在两种昆虫各品系及其虫态间呈现有规律的变化（图3，图4）。SP、SRP和RP三个品系未被寄生小菜蛾幼虫的酶活性比为1:1.15:1.5。SC、SRC和RSC三个品系成蜂酶活性比为1:1.18:1.54，而RC品系成蜂酶的活性略有降低。菜蛾绒茧蜂各品系幼虫间MFO活性的变化趋势类似于成虫。在被寄生的小菜蛾幼虫中，除RP（RC）外，SP（SRC）和SRP（RSC）的酶活性均低于SP（SC）。

2.5 被寄生和未被寄生小菜蛾幼虫 CarE、Es 和 MFO 活性的比较

从表3可见，与未被寄生的幼虫酶活性相比，SP（SC）幼虫三类酶的活性及RP（RC）幼虫的CarE和Es的活性均有提高，而其余组合中被寄生小菜蛾幼虫的酶活性比未被寄生幼虫的低。

2.6 寄主和寄生蜂 MFO 的比活力

表4列出了菜蛾绒茧蜂与被寄生、未被寄生小菜蛾幼虫MFO的比活力。结果显示菜蛾绒茧蜂RC品系的酶活性低于寄主，而菜蛾绒茧蜂其它品系酶活性均高于寄主。

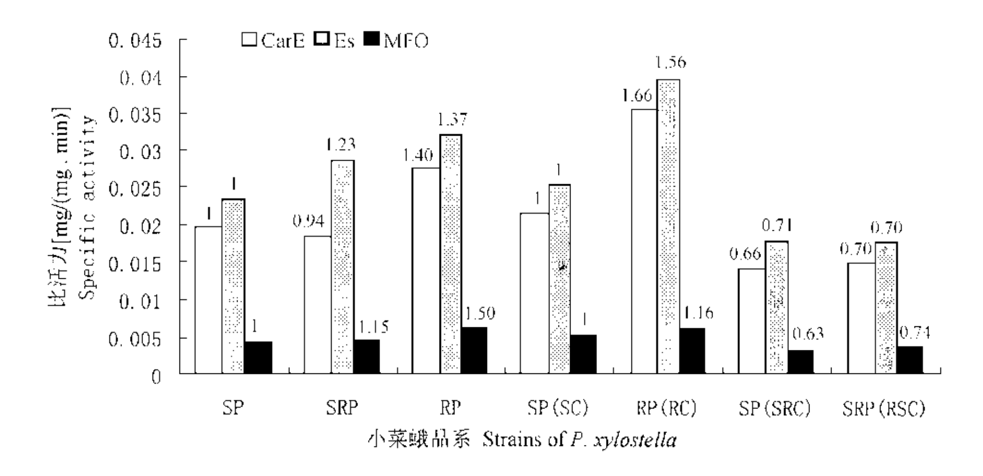


图3 小菜蛾不同品系幼虫酶活力比较

Fig. 3 Comparison of enzyme activity of larvae of different *P. xylostella* strains

SP（SC）示被SC寄生的小菜蛾SP品系幼虫，余类推。柱上方数据表示该品系与敏感品系酶活力的比值

SP (SC) denotes SP larva parasitized by SC, and the same relationship for RP (RC), SP (SRC) and SRP (RSC). Figures above the columns are the ratios of enzyme activity of parasitized or nonparasitized larvae of test strains to those of their corresponding susceptible strains

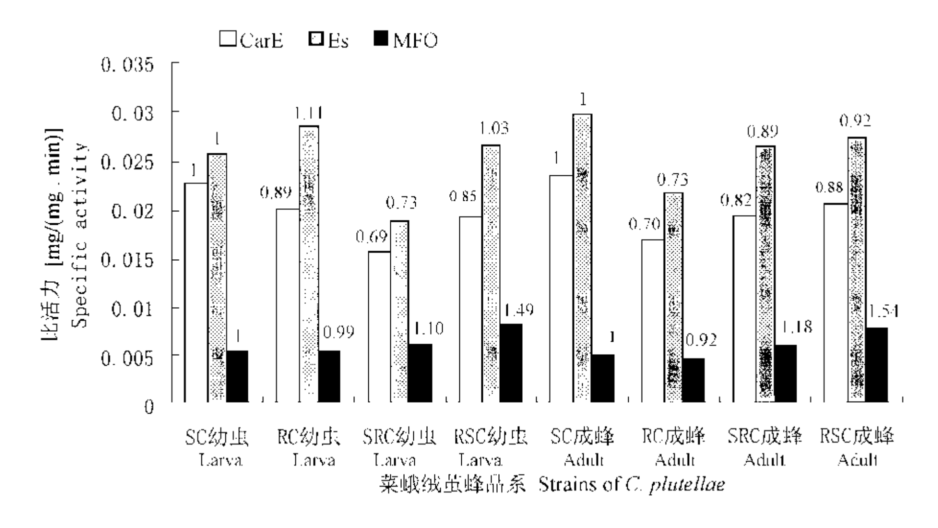


图 4 菜蛾绒茧蜂不同品系酶活力比较

Fig. 4 Comparison of enzyme activity between larvae or adults of different *P. xylostella* strains

柱上方数据表示与敏感品系相同虫态酶活力的比值

Figures above the columns are the ratios of enzyme activities of test strains to those of their corresponding susceptible strains

表 3 被寄生和未被寄生小菜蛾幼虫 CarE、Es 及 MFO 的比活力［mg/(mg·min)］

Table 3 Specific activities of CarE, Es and MFO in unparasitized and parasitized larvae of *P. xylostella*［mg/(mg·min)］

酶 Enzyme	SP①	SP（SC）②	SP（SRC）	SRP	SRP（RSC）	RP	RP（RC）
CarE	0.0194	0.0212	0.0141	0.0182	0.0148	0.0272	0.0353
Es	0.0234	0.0254	0.0180	0.0287	0.0179	0.0322	0.0398
MFO	0.0042	0.0053	0.0033	0.0048	0.0039	0.0063	0.0062

①未被寄生小菜蛾幼虫；②被括号中菜蛾绒茧蜂品系寄生的小菜蛾幼虫

①unparasitized *P. xylostella* larvae; ②larva parasitized by the strain of *C. plutellae* denoted in brackets

表 4 寄主-寄生昆虫 MFO 比活力［mg/(mg·min)］

Table 4 MFO specific activities of host and parasitoid［mg/(mg·min)］

品系 Strain	比活力 Specific activity	品系 Strain	比活力 Specific activity
SP①	0.0042	SP	0.0042
SP（SC）②	0.0053	SP（SRC）	0.0033
SC 幼虫 larva	0.0054	SRC 幼虫 larva	0.0060
SC 成蜂 adult	0.0049	SRC 成蜂 adult	0.0058
RP	0.0063	SRP	0.0048
RP（RC）	0.0062	SRP（RSC）	0.0039
RC 幼虫 larva	0.0054	RSC 幼虫 larva	0.0081
RC 成蜂 adult	0.0045	RSC 成蜂 adult	0.0077

①未被寄生小菜蛾幼虫；②被括号中菜蛾绒茧蜂品系寄生的小菜蛾幼虫

①unparasitized *P. xylostella* larvae; ②larva parasitized by the strain of *C. plutellae* denoted in brackets

3 讨论

经过连续 13 代的抗药性筛选，获得了抗性达 11.0 倍的菜蛾绒茧蜂 RSC 品系，表明通过筛选，菜蛾绒茧蜂能获得抗性。而 Delorme 等（1985）筛选丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 对溴氰菊酯的抗性进行到 21 代仍未获得抗性，可能与筛选时对象所处发育阶段不同及被筛选种群中是否存在抗性基因有关（李元喜和刘树生，2001）。Delorme 等是对成虫进行筛选，本试验在蜂幼虫期进行筛选，而蜂成虫期表现出抗性、MFO 活力增高，表明群体中有抗性基因的存在，且通过幼虫期的筛选，抗性基因可在成虫期发挥作用。RSC 品系的抗性（11.0 倍）高于 SRC 品系的抗性（4.3 倍），表明和抗性较高的寄主一起进行同步筛选，寄生蜂更易获得抗性。在另一试验中，已多代寄生于抗性小菜蛾品系、对氰戊菊酯产生耐药性的菜蛾绒茧蜂品系寄生于小菜蛾敏

感品系幼虫时，其存活率显著下降。这些结果表明，在自然界中，菜蛾绒茧蜂和小菜蛾在抗药性发展方面存在协同关系。

MFO的活性在两种昆虫各品系间的变化和抗性倍数的变化具有一致性，表明小菜蛾和菜蛾绒茧蜂对氰戊菊酯的抗性与MFO活性的变化成正相关。Riskallah（1983）对抗氰戊菊酯的埃及棉叶夜蛾 *Alabama argillacea* 及 Delorme 等（1988）对抗氰戊菊酯的甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 的研究发现，抗性与CarE的水解活性提高有关，这表明在不同虫种间抗性机制存在差异。CarE和Es的活姓一般和有机磷类杀虫剂的代谢有关（唐振华，1993），本试验中，CarE活性和Es活性在菜蛾绒茧蜂品系之间及小菜蛾品系之间的变化和抗性倍数变化不一致，说明两种昆虫对氰戊菊酯的抗性与CarE及Es无关。RSC幼蜂MFO的活性比未被寄生寄主的还高（表4）。Mason 和 Johnson（1988）在研究寄生 *Liriomyza* spp. 的 *Diglyphus begini* 及 Baker 和 Throne（1995）研究寄生米象 *Sitophilus ozyae* 的米象金小蜂 *Anisopteromalus calandrae* 时，发现寄生昆虫的 LC_{50} 或抗性倍数比寄主的高，这些结果表明寄生昆虫有可能比寄主具有更高的抗性（李元喜等，2001）。本文关于寄生蜂对氰戊菊酯抗性和MFO活性有关的报道尚属首次。

在被寄生和未被寄生的小菜蛾幼虫之间，SRP（RSC）和SP（SRC）的MFO活性比其相应未被寄生幼虫的有所下降（表3），而SP（SC）的MFO活性比SP的MFO活性有所上升。在被寄生的小菜蛾幼虫之间，SP（SRC）和SRP（RSC）的酶活性均比SP（SC）的低，而RP（RC）比SP（SC）的要高，这可能因为MFO的功能除降解杀虫剂外，还与寄主免疫防御机制有关，即在抗药性和免疫防御能力间存在资源权衡的关系，这些需要做进一步研究。

参 考 文 献 （References）

Baker J E, Throne J E, 1995. Evaluation of a resistant parasitoid for biological control of weevils in insecticide-treated wheat. *J. Econ. Entomol.*, 88（6）: 1 570 – 1 579.

Baker J E, Fabrick J A, Zhu K Y, 1998. Characterization of esterases in malathion-resistant and susceptible strains of the pteromalid parasitoid *Anisopteromalus calandrae*. *Insect Biochem. Molec. Biology*, 28（12）: 1 039 – 1 050.

Chen Z H, Cheng L G, 2000. Research status and perspectives of resistance of *Plutella xylostella* L. to insecticides. *Entomological Knowledge*, 37（2）: 103 – 107.［陈之浩，程罗根，2000. 小菜蛾抗药性研究的现状及展望. 昆虫知识，37（2）: 103 – 107］

Chiang F M, Sun C N, 1991. Detoxifying enzymes and susceptibility to several insecticides of *Apanteles plutellae*（Hymenoptera: Braconidae）and *Diadegma semiclausum*（Hymenoptera: Ichneumonidae）, parasitoids of diamondback moth（Lepidoptera: Plutellidae）larvae. *Environ. Entomol.*, 20（6）: 1 687 – 1 690.

Delorme R, Berthier A, Auge D, 1985. The toxicity of two pyrethroids to *Encarsia formosa* and its host *Trialeurodes vaporariorum*: prospecting for a resistant strain of parasite. *Pestic. Sci.*, 16: 332 – 336.

Delorme R, Fournier D, Chaufaux J, Cuany A, Bridg J M, Auge D, Berge J B, 1988. Esterase metabolism and reduced penetration are causes of resistance to deltamethrin in *Spodoptera exigua* Hübner（Lepidoptera: Noctuidae）. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 32: 240 – 246.

Li Y X, Liu S S, 2001. Insecticide resistance by insect parasitoids. *Chinese J. Biological Control*, 17（2）: 81 – 85. ［李元喜，刘树生，2001. 拟寄生昆虫的抗药性. 中国生物防治，17（2）: 81 – 85］

Li Y X, Liu Y Q, Liu S S, 2001. Effect of superparasitism on bionomics of *Cotesia plutellae*. *Chinese J. Biological Control*, 17（4）: 151 – 154.［李元喜，刘银泉，刘树生，2001. 过寄生对菜蛾绒茧蜂生物学特性的影响. 中国生物防治，17（4）: 151 – 154］

Mason G A, Johnson M W, 1988. Tolerance to permethrin and fenvalerate in hymenopterous parasitoids associated with *Liriomyza* spp.（Diptera: Agromyzidae）. *J. Econ. Entomol.*, 81（1）: 123 – 126.

Riskallah M R, 1983. Esterases and resistance to pyrethroids in the Egyptian cotton leafworm. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 19: 184 – 189.

Shang C C, Soderlund D M, 1984. Monooxygenase activity of tobacco budworm（*Heliothis virescens* F.）larvae: tissue distribution and optimal assay conditions for the gut activity. *Comp. Biochem. Physiol.*, 79B（3）: 407 – 411.

Talekar N S, Shelton A M, 1993. Biology, ecology, and management of the diamondback moth. *Annu. Rev. Entomol.*, 38: 275 – 301.

Tang Q Y, Feng M G, 1997. Useful Statistical Analysis and its Computer System. Beijing: Agriculture Press.［唐启义，冯明光，1997. 实用统计分析及其计算机处理平台. 北京：农业出版社］

Tang Z H, 1993. Insect Resistance and Control. Beijing: China Agriculture Press.［唐振华，1993. 昆虫抗药性及其治理. 北京：农业出版社］

van Asperen K, 1962. A study of housefly esterases by means of a sensitive colorimetric method. *J. Insect. Physiol.*, 8: 401 – 416.

Wang X G, Liu S S, He J H, Guo S J, 1998. Investigations on parasitoids of diamondback moth in the suburb areas of Hangzhou. *Acta Phytophylacica Sinica*, 25（1）: 20 – 26.［汪信庚，刘树生，何俊华，郭世俭，1998. 杭州郊区小菜蛾寄生昆虫调查. 植物保护学报，25（1）: 20 – 26］

Zhang L X, Zhang T F, Li L Y, 1997. Methods and Techniques in Biochemical Experiments. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press.［张龙翔，张庭芳，李令媛，1997. 生化实验方法和技术（第二版）. 北京：高等教育出版社］